

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РОТОВОГО АППАРАТА ЛИЧИНОК КРАСНОТЕЛКОВОГО КЛЕЩА *NEOTROMBICULA POMERANZEVI* (TROMBICULIDAE)

А. Б. Шатров

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Гнатосома личинок краснотелкового клеща *Neotrombicula pomeranzevi*, несущая ротовой аппарат, расположена терминально на туловище. Основанием гнатосомы является гнатококса, представляющая собой слившиеся коксы педипальп. Апикально гнатококса сужается и переходит в гипостом, продолжающийся вперед вплоть до апикальных члеников хелицер. Боковые края гипостома загибаются дорсально и формируют желоб или трубку, в которой залегают апикальные членики. Дорсально на гнатосоме расположены двучленистые хелицеры. Их апикальные членики загнуты дорсально и на внутренней поверхности имеют канавку. Хелицеры личинок краснотелок свободны, поскольку тектум у них отсутствует. К основанию внутренних стенок базальных члеников хелицер прикрепляются небольшие хелицеральные аподемы, служащие для прикрепления мышц-протракторов хелицер. Латерально гнатосома несет 5-члениковые пальпы, которые на голени имеют мощные трехвершинные когти. Дорсальную стенку гнатосомы образуют эпистом и каудальнее субхелицеральная пластинка, которая далее разветвляется и формирует две тонкие эпистомальные аподемы. Субхелицеральная пластинка и аподемы служат местом прикрепления мышц-дилататоров глотки. Ротовое отверстие расположено недалеко от апикального конца гипостома и ведет в широкую глотку, проходящую по дну гнатосомы. В целом ротовой аппарат личинок краснотелковых клещей хорошо приспособлен для насасывания жидкой пищи.

Специальные морфологические исследования ротового аппарата личинок краснотелковых клещей до сих пор не проводились, хотя важность подобных исследований очевидна. Личинки клещей-краснотелок представляют обширную группу паразитов позвоночных животных, в том числе и человека. Без знаний детального строения их ротового аппарата совершенно невозможно понять его функционирования, а также способы прикрепления и получения личинкой пищи при питании на животных-прокормителях.

Имеющиеся в литературе описания строения гнатосомы (Кудряшова, 1979; Vercammen-Granjean, 1968; Wharton, 1946; Wharton, Fuller, 1952) преимущественно основаны на изучении тотальных препаратов личинок и касаются главным образом структур, используемых в систематике сем. *Trombiculidae* (в основном хетомы пальп). Имеется лишь одна работа (Jones, 1950), в которой приводятся далеко не исчерпывающие данные относительно внутреннего строения гнатосомы личинок краснотелок. Более подробно изучен ротовой аппарат отдельных представителей взрослых краснотелковых клещей (Brown, 1952; Mitchell, 1962a).

Целью настоящей работы является исследование в растровом электронном микроскопе и на окрашенных гистологических срезах строения ротового аппарата личинок краснотелкового клеща *Neotrombicula pomeranzevi* Schluger, 1948, паразитирующего на млекопитающих (грызунах).

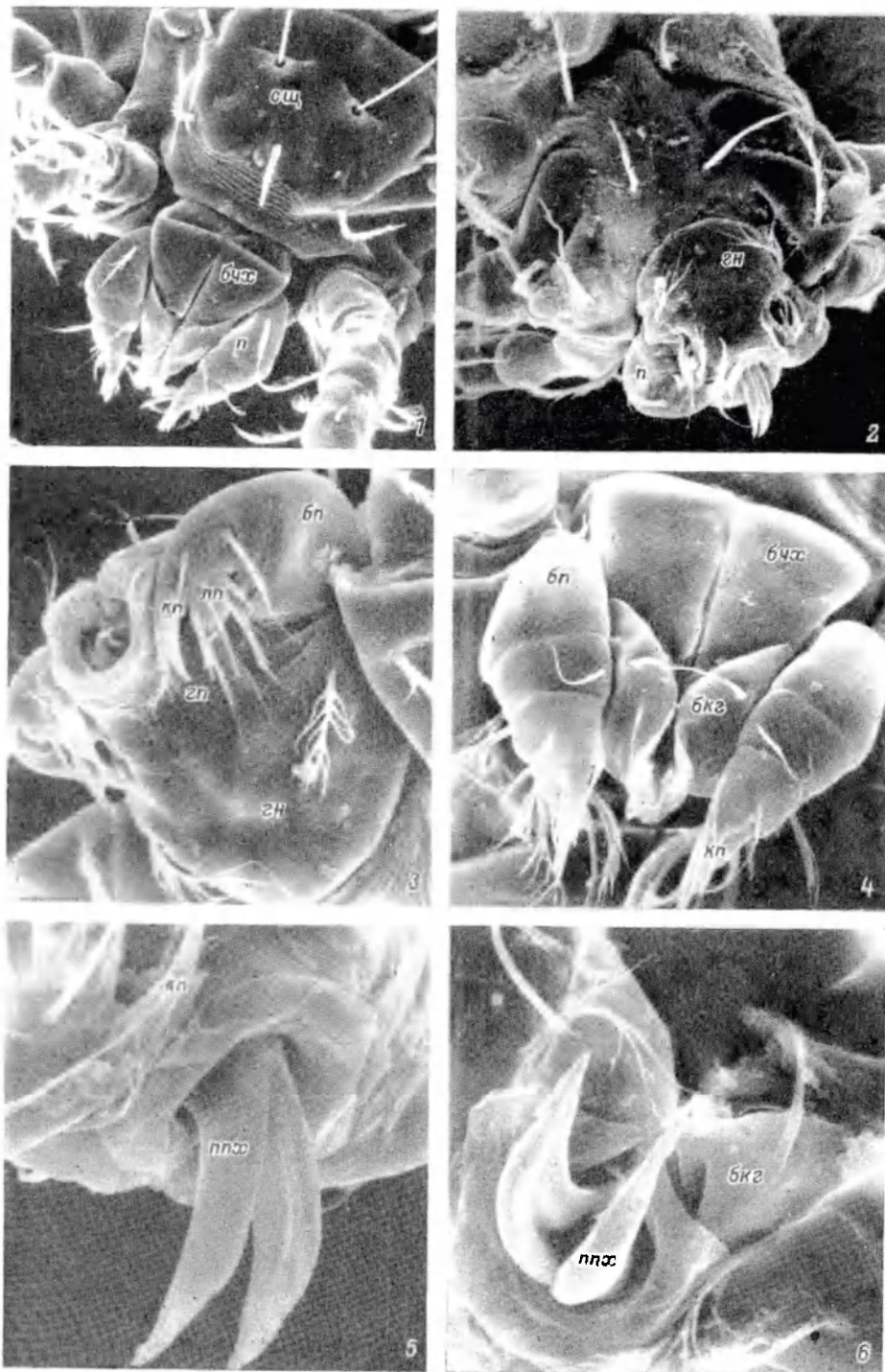


Рис. 1. Внешнее строение ротового аппарата личинок *N. pomeranzevi*.
 1 — общий вид сверху, 500×; 2 — общий вид снизу, 470×; 3 — гнатосома снизу и сбоку, 1000×;
 4 — гнатосома спереди, 1000×; 5 — режущие пальцы хелицер сбоку, 2000×; 6 — гнатосома спереди,
 режущие пальцы хелицер выдвинуты, 2000×.
 бчх — боковые края гипостомы, гп — бедро пальпы, бчх — базальный членик хелицер, гн — гна-
 тококса, кп — коготь пальпы, лп — лапка пальпы, п — пальпа, ппх — подвижные пальцы хели-
 цер, ещ — спинной щиток

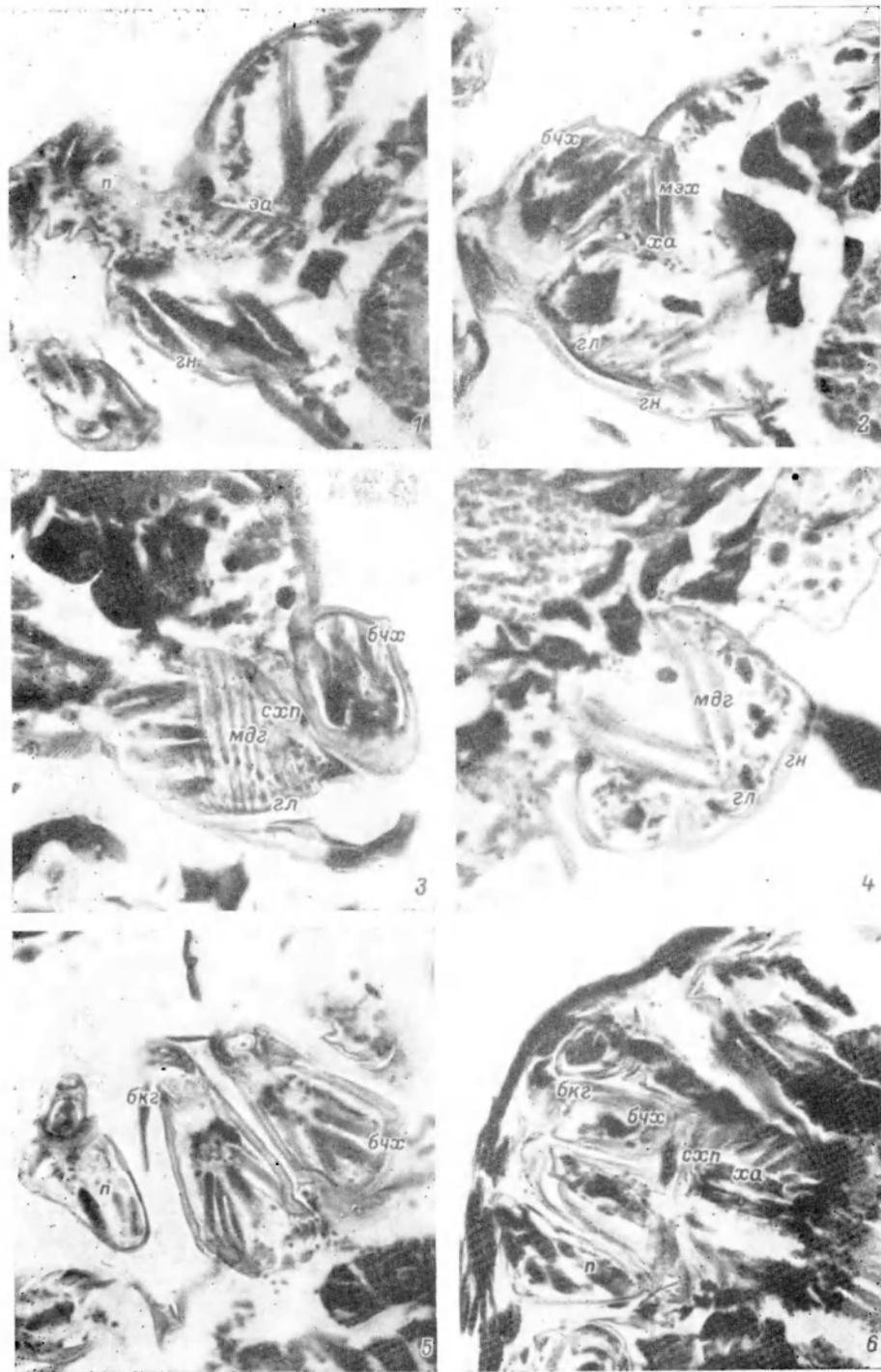


Рис. 2. Внутреннее строение гнатосомы личинок *N. pomeranzevi*.

1 — сагиттальный разрез на уровне отхождения пальпы, 154×; 2 — сагиттальный разрез по средней линии тела, 154×; 3 — сагиттальный разрез на уровне одной из эпистомальных аподемы, 154×; 4 — поперечный разрез через основание гнатосомы, 154×; 5 — тангенциальный разрез на уровне базальных члеников хелицер, 154×; 6 — тангенциальный разрез через гнатосому, 154×. *мах* — мышцы-элеваторы хелицер, *гл* — глотка, *мдг* — мышцы-дилаторы глотки, *схп* — субхелицеральная пластинка, *ха* — хелицеральные аподемы, *за* — эпистомальные аподемы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в Хабаровском крае. Личинки краснотелок снимались с отловленных грызунов и фиксировались в спирте. Клеши далее определялись на тотальных препаратах, параллельно часть их использовалась для электронно-микроскопического исследования. Всего было изучено около 30 экз. клещей. Напыленные золотом препараты просматривались и фотографировались в растровом электронном микроскопе Stereoscan 2A при ускоряющих напряжениях 20—30 кв.

Для гистологических исследований личинки, прикрепленные к кусочкам кожи, фиксировались в спиртовой смеси Буэна и в фиксаторе Бродского. Материал заливался через метилбензоатцеллоидин в парафин. Серии срезов толщиной 6 мкм окрашивались азури-эозином.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ротовой аппарат личинок краснотелковых клещей расположен на гнатосоме (capitulum), которая и у голодных и у напившихся особей совершенно явно отграничена как с дорсальной, так и с вентральной сторон от остальной части тела — идиосомы. В формировании гнатосомы в основном принимают участие две пары ротовых конечностей — дорсально крупные хелицеры, вентрально и с боков — пальпы (рис. 1, 1, 4; см. вкл.). Гнатосома помещается на туловище терминально, апикальная часть ее обращена косо книзу, иногда под значительным углом. Сверху хелицеры лежат свободно и не прикрыты крышей или тектумом — черта, свойственная всему отряду акариформных клещей (Ланге, 1962; Snodgrass, 1948).

Основанием гнатосомы (basis capituli) является гнатококсы — широкая склеротизированная пластинка, образованная слиянием кокс педипальп, следы которого внешне отсутствуют (рис. 1, 2, 3). Назад гнатококсы продолжается неправильным полукругом приблизительно до уровня границы кокс I и II ног. С боков гнатококсы загибаются дорсально и, располагаясь широким полукольцом, формируют нижнюю и нижне-боковые стенки гнатосомы (рис. 1, 3; 3, 7—9). На уровне отхождения пальп гнатококсы резко сужаются и без каких-либо границ переходят в гипостом, который продолжается вплоть до подвижных пальцев хелицер. Таким образом, гипостом является непосредственным продолжением гнатококсы. В передне-боковых углах гнатококсы, позади места отхождения пальп, помещается пара очень крупных щетинок, которые несут большое число тонких и очень длинных веточек (рис. 1, 3). Поверхность гнатококсы и гипостома имеет очень тонкую пунктировку за счет мельчайших лунок.

Боковые края гипостома загибаются вверх и широкими складками охватывают с боков и сверху дистальные участки хелицер, образуя таким образом желоб или трубку (рис. 1, 4). Этот желоб служит опорой для подвижных пальцев хелицер, по которому они могут перемещаться при выдвижении наружу или втягивании. Боковые края гипостома склеротизированы лишь в незначительной своей части и в основном представляют собой складки мягкого интегумента. Кожистая апикальная часть гипостома весьма лабильная структура и благодаря своей гибкости может приобретать разную форму. Так, у некоторых особей она свободным рукавом одевает подвижные режущие пальцы хелицер (рис. 1, 4). У других личинок концы боковых краев гипостома смыкаются и, по-видимому, изолируют предротовую полость от окружающей среды. У большинства исследованных экземпляров личинок *N. pomaranzevi* боковые края гипостома были отогнуты назад от места их соединения над хелицерами и в виде широкого кожистого кольца окружали вход в предротовую полость (рис. 1, 3, 5, 6). Сверху на боковых краях гипостома латеральнее и несколько выше места их соединения расположена пара небольших щетинок, именуемых в систематике галеальными. У *N. pomaranzevi* они неопущены. Общая

длина гнатококсы и гипостома с вентральной стороны составляет в среднем 95 мкм.

Задняя стенка гнатококсы довольно глубоко погружена в полость тела. От нее берут начало несколько групп хорошо развитых мышц, которые идут с каждой стороны гнатосомы косо вверх и вбок к вертлугам пальп и причленяются к их дорсальным и вентральным стенкам (рис. 2, 1; 3, 1; см. вкл.). Эти мышцы осуществляют общие протракцию и ретракцию пальп.

Гипостом и гнатококса служат основанием для глотки, проходящей по дну гнатосомы (рис. 2, 2—4; 3, 2, 3, 5—9). Ротовое отверстие расположено недалеко от апикального конца гипостома, на расстоянии 30 мкм в среднем от него. В этом месте гипостом несколько выгнут дорсально и его дно заметно утолщено (рис. 3, 2, 3). Апикально непосредственно за утолщением гипостом переходит в тонкую кожистую складку (рис. 3, 4). Глотка широкая, имеет на поперечном разрезе форму полумесяца с вогнутой стороной, обращенной вверх, и обладает склеротизированными стенками (рис. 2, 4; 3, 6—9). Максимальная ширина глотки равна 13 мкм, что составляет приблизительно 1/5 общей ширины гнатосомы (58 мкм). В задней трети гнатосомы глотка сужается, переходит в пищевод и теряет склеротизированные стенки. Пищевод изгибается дорсально, минует заднюю стенку гнатококсы и на своем пути к средней кишке пронизывает мозг.

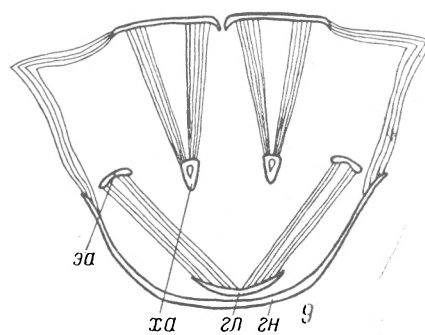
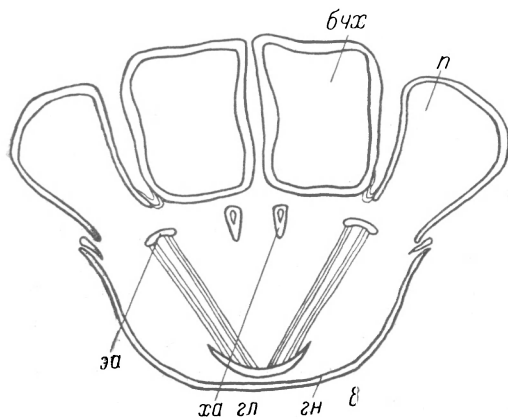
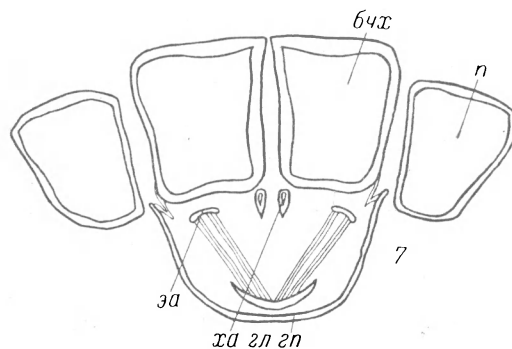
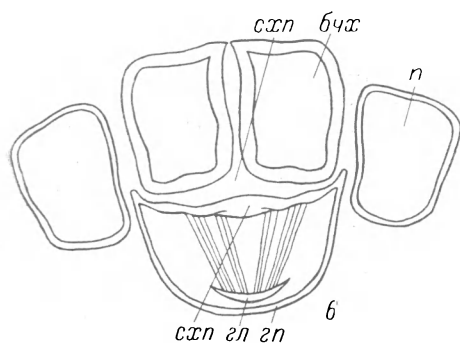
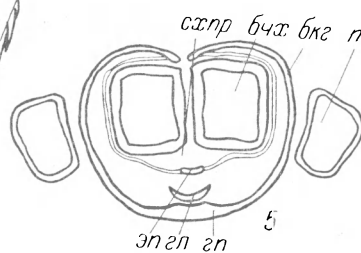
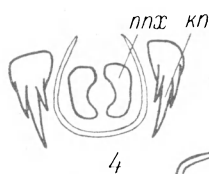
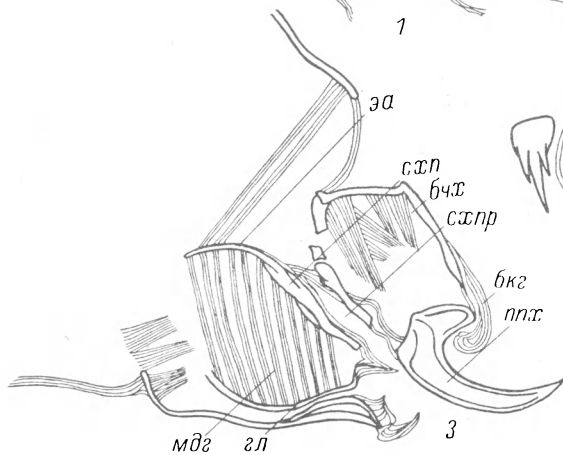
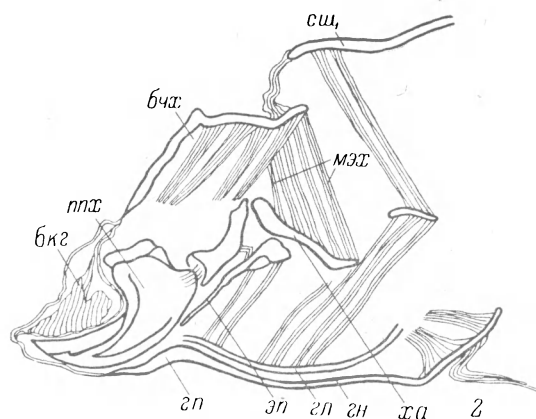
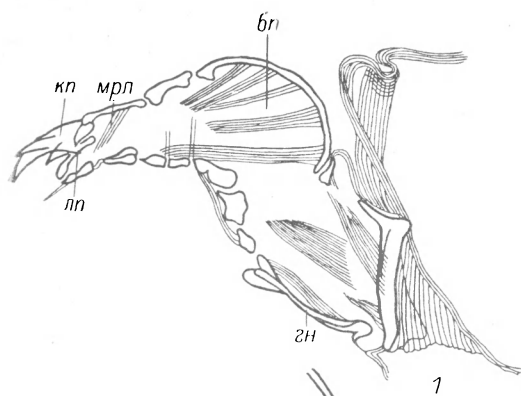
Хелицеры расположены дорсально, двучленистые. Их базальные членики лежат сверху на субхелицеральной пластинке и наряду с эпистомом и субхелицеральной пластинкой принимают участие в формировании верхней стенки гнатосомы (рис. 2, 2, 3; 3, 2—3). Базальные членики хелицер укорочены и утолщены, их длина составляет в среднем 43 мкм. По всей длине они плотно прилегают друг к другу и, очевидно, не способны к независимым движениям. Стенки базальных члеников сильно склеротизированы, из них задняя в нижней части имеет небольшое отверстие, сообщающее полость хелицер с остальной полостью тела (рис. 2, 5; 3, 2). Толщина базальных члеников неодинакова, проксимально они заметно расширяются. В целом, на поперечных сечениях их форма близка к квадрату с уплощением в дорсо-вентральной плоскости (рис. 3, 5—9).

Подвижные режущие пальцы хелицер (*digitus mobilis*) очень сильно развиты. Их сочленовная с базальными члениками часть чрезвычайно массивна и несколько вытянута в дорсовентральном направлении (рис. 3, 3). Нижняя ее часть непосредственно переходит в режущий палец, который очень широк и уплощен в своем основании (рис. 1, 6; 3, 2). Апикально режущий палец сильно утончается, образуя острый дорсальный край и кончик, снабженный двумя, направленными назад зубчиками. К своей вершине режущий палец изгибается дорсально почти под прямым углом. С внутренней стороны каждый из подвижных режущих пальцев имеет хорошо выраженную канавку (или желоб), продолжающуюся вплоть до их конца (рис. 1, 5, 6). Длина режущих пальцев составляет в среднем 42 мкм.

Подвижные режущие пальцы хелицер могут втягиваться внутрь базальных и выдвигаться далеко наружу, перемещаясь в дорсовентральной плоскости. Этому способствует сокращение нескольких групп мышц-антагонистов, прикрепляющихся своими сухожилиями к противоположным — дорсальному и вентральному — полюсам сочленовной части ре-

Рис. 3. Строение ротового аппарата *N. pomeranzevi*.

1 — продольный разрез через пальпу, рисунок с препарата, схематизировано; 2 — сагиттальный разрез по средней линии тела, рисунок с препарата, схематизировано; 3 — сагиттальный разрез на уровне одной из эпистомальных аподем, рисунок с препарата, схематизировано; 4—9 — поперечные разрез через гнатосому, схемы: 4 — на уровне апикальной части гнатосомы; 5 — на уровне начала глотки; 6 — на уровне субхелицеральной пластинки; 7 — на уровне середины гнатосомы; 8 — на уровне отхождения пальп; 9 — на уровне основания гнатосомы. *gn* — гипостом; *мрл* — мышцы-ретракторы лапки; *схл* — субхелицеральная пластинка; *еп* — эпистом. Остальные обозначения такие же, как на рис. 2.



жущих пальцев. Мышцы-ретракторы берут начало от нижней части стенки базальных члеников хелицер, протракторы, развитые значительно сильнее, — от задней и боковых стенок базальных члеников (рис. 2, 2, 3, 5; 3, 2, 3).

Внутренние склеротизированные структуры гнатосомы личинок краснотелковых клещей (или аподемы), служащие для прикрепления разнообразных мышц, развиты очень сильно. Во-первых, эти так называемые хелицеральные аподемы — небольшие парные склеротизированные стержни, имеющие внутри полость. Они примыкают своими передними концами к основаниям внутренних стенок базальных члеников хелицер и идут параллельно друг другу назад или немного косо вниз вдоль туловища (рис. 2, 2, 6; 3, 2). Их длина колеблется от 27 до 36 мкм. Они служат для прикрепления мышц-элеваторов хелицер. Эти мышцы в количестве до 7 пар пучков идут от каждой из аподем косо вперед и вверх к верхним стенкам базальных члеников хелицер. Последние продолжают в каудальном направлении заметно дальше нижних и при этом несколько погружаются в полость тела (рис. 2, 2; 3, 2).

Очень важными в функциональном отношении являются другие склеротизированные структуры гнатосомы — субхелицеральная пластинка и эпистомальные аподемы. Субхелицеральная пластинка расположена под базальными члениками хелицер, но не сливается с их нижними стенками. Латерально она смыкается с проксимальными участками загнутых вверх боковых краев гипостома (рис. 3, 6). Субхелицеральная пластинка играет главную роль в формировании верхней стенки или крыши гнатосомы и обладает значительной толщиной и массивностью (рис. 2, 3; 3, 3). Длина ее заключена в пределах 40 мкм. Передняя граница субхелицеральной пластинки расположена приблизительно на уровне первой трети базальных члеников хелицер (рис. 2, 3; 3, 2). Сзади от субхелицеральной пластинки с двух ее сторон в каудальном направлении отходят две ветви, загигающиеся по своему ходу несколько внутрь и вниз, — эпистомальные аподемы (рис. 2, 1; 3, 3, 7—9). Они несколько тоньше субхелицеральной пластинки. Их длина в среднем составляет 32 мкм. Субхелицеральная пластинка и эпистомальные аподемы служат местом прикрепления мышц-дилататоров глотки. Эти мышцы в количестве до 11 пучков идут косо вперед и вниз и прикрепляются своими сухожилиями к верхней вогнутой склеротизированной стенке глотки (рис. 2, 3, 4; 3, 3, 6—9). На поперечных сечениях можно видеть, что каждый пучок этих мышц состоит на самом деле из двух пучков (рис. 2, 4; 3, 6—9). По своему пути назад эпистомальные аподемы близко подходят к боковым стенкам гнатококсы, но не сливаются с ними. Нам не удалось обнаружить мышцы-констрикторы глотки, обнаруженные Брауном у взрослых краснотелковых клещей (Brown, 1952).

Спереди от субхелицеральной пластинки на средней линии гнатосомы расположена тонкая и узкая пластинка — эпистом (рис. 3, 2, 5). Эпистом очень слабо склеротизирован, и поэтому часто трудно различим. Дистальный конец эпистома расположен над ротовым отверстием и предротовой полостью. Функционально эпистом и субхелицеральная пластинка служат дном субхелицерального пространства — небольшой полости, ограниченной сверху сомкнутыми базальными члениками хелицер (рис. 3, 3, 5, 6).

Непосредственно перед ртом расположена небольшая предротовая полость. Она ограничена сверху эпистомом, а также режущими пальцами хелицер, а снизу и с боков гипостомом и дистальными кожистыми частями его боковых краев (рис. 4). При питании на животных режущие пальцы хелицер далеко выдвигаются наружу, их проксимальные части плотно прилегают друг к другу, в то время как дистальные несколько раздвинуты (рис. 1, 5, 6). Проксимальная часть стилостома, образуемого личинкой при питании в покровах хозяев, плотно охватывает режущие пальцы хелицер наподобие футляра (рис. 4). При этом короткая трубка, образуемая совмещенными желобами режущих пальцев хелицер, является непо-

средственным продолжением внутреннего канала стилостома. Сзади она открывается в предротовую полость. При питании жидкая пища поступает из канала стилостома в предротовую полость и далее через рот в глотку. Мышцы-дилататоры глотки создают эффект глоточного насоса, благодаря которому пища из глубоких слоев кожи поступает к ротовому отверстию. Насасыванию жидкой пищи способствует также и то обстоятельство, что во время питания дистальные кожистые участки боковых краев гипостома отогнуты назад и образуют широкий валик, который плотно прилегает к покровам хозяина (рис. 4). В результате этого между ранкой и предротовой полостью благодаря действию туловищных мышц клеща может создаваться разность давлений, что облегчает поступление жидкой пищи ко рту. В том случае, когда боковые края гипостома расправлены и сво-

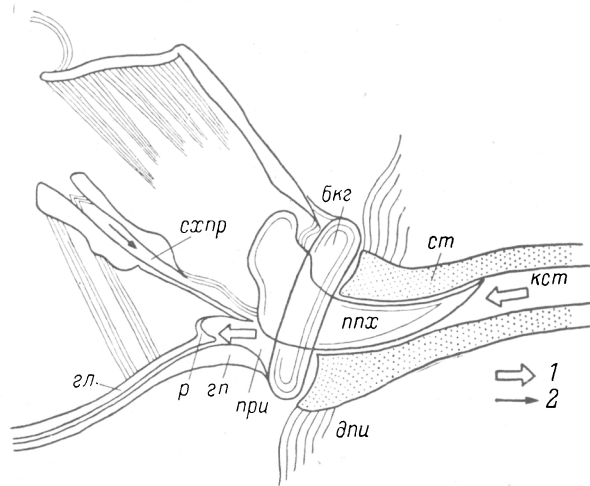


Рис. 4. Схема взаимодействия ротового аппарата личинок краснотелок с покровами хозяев и стилостомом при питании на позвоночных животных.

1 — ток пищи, 2 — ток слюны; *кст* — канал стилостома; *прп* — предротовая полость; *р* — рот; *ст* — стилостом; *эпи* — эпидермис. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—3.

бодным рукавом охватывают режущие пальцы хелицер, имеет место функционально неактивное состояние и питание невозможно.

При втягивании режущих пальцев, когда личинка прикрепляется от покровов, связь между предротовой полостью и трубкой, образуемой желобами режущих пальцев, прерывается и питание прекращается. Поступление слюны в ранку осуществляется посредством субхелицерального пространства, которое дистально за концом эпистома имеет непосредственную связь с предротовой полостью. Слюна стекает по субхелицеральному пространству от протоков слюнных желез, открывающихся в задней его части, и поступает далее через предротовую полость в канал стилостома. Выпрыскивание слюны в ранку осуществляется, очевидно, за счет давления полостной жидкости, сжимающей слюнные железы (Jones, 1950).

Латерально от гнатосомы расположены 5-члениковые пальпы, которые непосредственного участия в приеме пищи не принимают (рис. 1, 3, 4; 3, 1). Вертлуг пальп представляет собой короткий, почти редуцированный членик. В месте его соединения с гнатококсой медиовентрально расположена мягкая складка интегумента, благодаря чему вся пальпа может подниматься и опускаться. Эти действия, как уже указывалось, осуществляются за счет мышц, берущих свое начало у задней стенки гнатококсы и кончающихся на вентральной и дорсальной стенках вертлуга. Бедро — самый массивный членик пальпы (рис. 1, 3; 3, 1). Оно коленчато изгибается медиовентрально, так что вся пальпа, отходя от гнатококсы под углом вверх, приобретает коленчатый изгиб и конец ее расположен непосред-

ственно у апикального конца гнатосомы. В расправленном состоянии пальпы несколько вытягиваются и идут параллельно продольной оси гнатосомы (рис. 1, 1). От дорсальных стенок бедер пальп отходят несколько хорошо развитых мышц-ретракторов пальпы (рис. 2, 1; 3, 1). Дистально их сухожилия прикрепляются к вентральным стенкам колена и голени. Мышц-протракторов у пальп нет. Таким образом, пальпа может совершать движения лишь в одной плоскости — подтягивать дистальные членики к гипостому или же распрямлять их. Последнее осуществляется, по-видимому, за счет давления полостной жидкости (Mitchell, 1962a, 1962b).

На дистальном конце голени пальпы расположен мощный склеротизированный трехвершинный коготь (рис. 1, 3; 3, 1), с помощью которого личинка по предположению Снодграсса (Snodgrass, 1948) зацепляется за кожу животного-хозяина перед питанием. Специальных мышц, идущих к когтю, у пальпы нет. Мы ни разу не наблюдали, чтобы у прикрепленной к покровам хозяев личинок когти пальп были погружены в роговой слой эпидермиса. Обычно при питании пальпа бывает согнута таким образом, что дистальная ее часть лежит на покровах вплотную к апикальному концу гнатосомы и может служить опорой для туловища питающегося клеща (рис. 1, 3).

Вентрально к средней части голени причленяется маленькая шишкообразная лапка пальпы (рис. 1, 3; 3, 1). Она как бы противопоставлена когтю голени. Лапка пальпы имеет относительно слабо развитые мышцы-ретракторы, берущие начало от дорсальной стенки голени и причленяющиеся к основанию вентральной стенки лапки (рис. 3, 1). Мышц-протракторов у лапки нет. Благодаря наличию большого количества щетинок лапка пальпы несет, очевидно, чувствительную функцию. В общем толщина склеротизированных стенок члеников пальп несколько уступает толщине стенок базальных члеников хелицер. Общая длина пальп составляет в среднем 98 мкм. Специально на хетоме пальп мы не останавливаемся, так как это предмет более специального исследования, имеющего отношение преимущественно к области систематики.

Спинной щит (или skutum) личинок расположен в отличие от взрослых клещей (Brown, 1952) за пределами гнатосомы на спинной поверхности тела (рис. 1, 1). То же касается и глаз, расположенных по сторонам от щитка. Это говорит о том, что фронтальная область акрона не принимает участия в формировании гнатосомы (Ланге, 1962). Спинной щит служит местом прикрепления двух мощных парных мышечных пучков, идущих от него к каудальным концам эпистомальных аподем (рис. 2, 1; 3, 2, 3). Функционально их значение не совсем ясно. К спинному щитку также прикрепляются пучки хорошо развитых дорсовентральных мышц. Особых мышц, идущих к гнатосоме, которые осуществляли бы ее общее поднятие или опускание мы не смогли обнаружить. Тем не менее гнатосома личинок способна к некоторой ретракции, когда базальные членики хелицер почти вплотную подтягиваются к спинному щитку, что видно на сериях сагиттальных срезов. На некоторых препаратах наблюдаются мощные косые мышцы, идущие от дорсальной стенки тела по направлению к гнатосоме. Однако место их прикрепления остается неизвестным. Возможно, что эти мышцы как раз и играют роль в подтягивании гнатосомы и приведении ее продольной оси в более вертикальное положение. Обратное этому действие, как и в случае пальп, осуществляется, по-видимому, за счет давления полостной жидкости.

Внутренней границы между гнатосомой и остальной полостью тела нет. Спинки сегментов хелицер и педипальп, а также фронтальная область акрона в формировании гнатосомы участия не принимают (отсутствие тектума, положение спинного щитка в составе протеросомы и т. д.). Отсюда видно, что гнатосома личинок краснотелок, как и у всех прочих клещей (Ланге, 1962), морфологически не соответствует их туловищным отделам тела.

Слюнные железы, лежащие за пределами гнатосомы, нами специально не изучались. Как уже указывалось, их протоки открываются сзади в субхелицеральное пространство, прободая тонкую стенку, соединяющую субхелицеральную пластинку и базальные членики хелицер. Трахейных стволов мы не обнаружили. Очевидно, вследствие малых размеров личинки краснотелковых клещей дышат всей поверхностью тела.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что строение ротового аппарата личинок клещей-краснотелок соответствует общему плану строения гнаты акариформных клещей (Ланге, 1962). Действительно, в образовании гнатосомы личинок краснотелок не участвует фронтальная область акрона, что видно из отсутствия у них тектума и из расположения спинного щитка и глаз на протеросоме. Поэтому хелицеры остаются свободными и не заключены в склеритное кольцо, что свойственно паразитиформным клещам (Балашов, 1967; Лагутенко, 1962, 1967; Hughes, 1949; Gregson, 1960). Неподвижный палец хелицер редуцируется, а подвижный приобретает вид широкого когтя, служащего для разрывания покровов хозяина. Степень объединения гипостома и хелицер также весьма значительна. Боковые края гипостома полностью смыкаются над режущими пальцами хелицер, одевая их наподобие футляра, а также формируют небольшую предротовую полость. То же самое наблюдается у взрослых краснотелковых клещей (Brown, 1952; Mitchell, 1962a). Отгибание назад боковых краев гипостома, по-видимому, есть приспособление личинок, выработавшееся у них при питании на позвоночных животных в связи с поглощением жидкой пищи из глубоких слоев кожи последних: плотное прилегание отогнутых боковых краев гипостома к покровам хозяев облегчает работу глоточного насоса. У взрослых клещей, питающихся различными мелкими беспозвоночными, столь совершенного приспособления к длительному питанию, очевидно, не могло выработаться. Функциональное объединение гипостома и хелицер вплоть до охвата апикальными частями гипостома подвижных пальцев очень широко распространено среди тромбидиформных клещей: в частности, свойственно водным клещам (*Hydrachnellae*) (Ланге, 1962; Abro, 1979; Mitchell, 1962b), а также клещам-тетранихидам (Беккер, 1935; Акимов, Барабанова, 1977; Blauvelt, 1945), что связано с тенденцией тромбидиформных клещей к формированию колюще-сосущего типа ротового аппарата (Ланге, 1962). У акаридных клещей (*Acaroidea*), обладающих грызущим ротовым аппаратом, гипостом очень короток и служит лишь для поддержания дистальных частей хелицер (Акимов, 1973; Акимов, 1977).

При сравнении ротового аппарата личинок и взрослых краснотелковых клещей обращает на себя внимание относительное укорочение и укрупнение базальных члеников хелицер у личинок. Подвижные режущие пальцы также более массивны. Это находит себе функциональное объяснение в адаптации личинок к паразитированию на позвоночных животных, в частности к разрезанию твердых покровов последних.

Разрезание покровов осуществляется только режущими пальцами хелицер, так как когти пальп в эпидермис не проникают. Уартон (Wharton, 1954), изучавший питание личинок рода *Trombidium* на членистоногих, показал, что первичное механическое повреждение интегумента хозяев осуществляется исключительно хелицерами личинки. Абро (Abro, 1979), исследовавший реакцию покровов личинок стрекоз при питании личинок водных клещей рода *Arrenurus*, установил, что когти пальп клещей зацепляют мягкую кутикулу хозяев, но не прокалывают ее насквозь. При питании подвижные пальцы хелицер, прорезающие покровы и когти пальп, направлены в противоположные стороны, благодаря чему личинка очень прочно заякоревается на хозяине. Проксимальные части режущих пальцев плотно охватываются мягкой кутикулой, тогда как дистальные окружены на-

чальными отделами стилостома. У личинок краснотелок, как мы видели, режущие пальцы хелицер вплоть до своего основания окружены стилостомом и, вероятно, приклеиваются к нему, и никогда не приходят в соприкосновение с роговым слоем эпидермиса хозяина.

Ротовое отверстие у личинок краснотелковых клещей, ведущее в широкую глотку, расположено терминально у апикального конца гнатосомы, что свойственно также водным (Mitchell, 1955, 1962b) и тетраниховым клещам (Беккер, 1935; Blauvelt, 1945). При сравнении этих групп видно, что для тромбидиформных клещей характерно крайне вентральное положение глотки и значительная редукция ее нижних мышц-дилататоров. Наличие широкой глотки, небольшой предротовой полости и сильное развитие верхних дилататоров создает для краснотелок и водных клещей, ведущих хищный и паразитический образ жизни, предпосылки для эффективного насыщения жидкого пищевого субстрата. В силу отсутствия у личинок краснотелок констрикторов глотки, что свойственно также ряду водных клещей (Mitchell, 1962b), замыкание глоточного просвета после акта всасывания пищи происходит, вероятно, благодаря эластическому смыканию глоточных стенок (Mitchell, 1962b). Вследствие этого ротовое отверстие в покое имеет вид узкой поперечной щели, как это показано Акимовым (1973) для акароидных клещей. Для оттока слюны в ранку служит субхелицеральное пространство (рис. 4). Чрезвычайно важным обстоятельством, характерным для тромбидиформных клещей, является то, что дистальным продолжением субхелицерального пространства служит предротовая полость (Беккер, 1935; Mitchell, 1962b). Слюна вначале поступает в нее, а затем — в ранку. Непосредственно перед предротовой полостью субхелицеральное пространство с вентральной стороны ограничивает эпистом, который очень слабо склеротизирован и, очевидно, обладает гибкостью, как и у акароидных клещей (Акимов, 1973). По-видимому, эпистом благодаря своей гибкости при двух противоположных фазах акта питания — всасывании пищи и впрыскивании слюны в ранку — попеременно закупоривает то ротовое отверстие, то субхелицеральное пространство, что препятствует смешению в предротовой полости слюны и жидкой пищи. Существует, однако, мнение, что попавшая в предротовую полость слюна далее втягивается в глотку и только затем с силой впрыскивается в ранку (Wharton, 1954). Таким образом, мы видим, что одно из наиболее существенных условий эффективности процесса питания — морфологическое разделение путей тока пищи и тока слюны (Awati, 1914) в пределах ротового аппарата личинок краснотелок имеет место (рис. 4). Этому способствует также чередование процессов всасывания пищи и впрыскивания слюны в ранку. В тканях хозяина впрыснутая слюна сначала разжижает ткани хозяина, а затем вместе с пищевым субстратом благодаря работе глоточного насоса втягивается в предротовую полость (Jones, 1950).

До настоящего времени все исследователи признавали наличие у личинок краснотелковых клещей вентральных отростков гнатоксоны — галеа, что происходило в силу недостаточной изученности объекта. Действительно, на плоскостных тотальных препаратах очень трудно рассмотреть тонкие апикальные части боковых краев гипостома, в то время как их склеротизированные участки, прикрывающие дорсально хелицеры, легко принять за особые отростки гнатоксоны (Vergammen-Grandjean, 1968; Wharton, Fuller, 1952). Однако такое суждение неверно и не объяснимо в сравнительно-морфологическом аспекте, так как гипостомальные максиллярные отростки, находящиеся в функциональной связи с хелицерами, имеются только у представителей отряда *Opilioacarina*, но отсутствуют у акариформных клещей (Ланге, 1962; Snodgrass, 1948).

При сравнении строения гнатосомы личинок краснотелковых клещей и их взрослых форм (Brown, 1952; Mitchell, 1962a) обращает на себя внимание принципиальное сходство, хотя имеются и различия. Главное из них заключается в том, что взрослые краснотелковые клещи дорсально несут узкий skutum с его передней лопастью — тектумом, которые закрывают

сверху заднюю половину базальных члеников хелицер, что является характерной чертой строения и тромбидиид (Moss, 1962). Внутренние склеротизированные структуры основания гнатосомы личинок краснотелковых клещей — эпистомальные и хелицеральные аподемы — очень сходны с аналогичными структурами половозрелых фаз (Brown, 1952; Mitchell, 1962a). Эти аподемы свойственны лишь краснотелкам и отчасти — водным клещам и не имеют гомологов среди других групп клещей. Эпистомальные аподемы, служащие вместе с субхелицеральной пластинкой местом прикрепления дилататоров глотки, характерны исключительно для тромбикулид. У других групп тромбидиформных клещей их аналогами являются либо задние части крыши гнатосомы (тетранихиды) (Blauvelt, 1945), либо задне-боковые стенки гнатококсы (водные клещи) (Mitchell, 1962b). Уартон (Wharton, 1946) считал, что эпистомальные аподемы являются частью сросшихся кокс педипальп. Очевидно, на тотальных препаратах их латеральное положение затемняется другими структурами, поэтому ошибочно их можно принять за части пальпальных кокс.

Легче проследить гомологию хелицеральных аподем, которые как у личинок, так и у взрослых краснотелок, несмотря на некоторые различия в строении, служат для прикрепления элеваторов хелицер (Brown, 1952; Mitchell, 1962a). Они имеются у тромбидиид (Henking, 1882) и у водных клещей (Mitchell, 1962b) и наряду с прикреплением хелицеральных мышц служат начальными отделами трахей, открывающихся дорсально у основания хелицер. У краснотелок трахейная система отсутствует у большинства представителей (Brown, 1952; Wharton, Fuller, 1952), и хелицеральные аподемы уже вторично стали служить только для прикрепления мышц (Mitchell, 1962b). За пределами тромбидиформных клещей структур, подобных хелицеральным аподемам, нет. Местом прикрепления ретракторов хелицер обычно служит верхняя стенка тела, что показано Акимовым (1973) для акароидных клещей, а также Лагутенко (1962, 1967) и Грегсоном (Gregson, 1960) — для паразитиформных.

Лапки пальп у взрослых краснотелковых клещей относительно длиннее и массивнее, чем у личинок и имеют лучше развитые мышцы-ретракторы (Brown, 1952; Mitchell, 1962a). По-видимому, пальпы у взрослых краснотелок несут более разнообразную функциональную нагрузку, чем пальпы личинок, в частности служат для схватывания и удержания добычи.

Как показали наши исследования, строение ротового аппарата личинок краснотелковых клещей исключительно хорошо отвечает своей основной функции — насасыванию жидкой пищи из тканей животного-прокормителя.

Л и т е р а т у р а]

- А к и м о в И. А. Морфофункциональні особливості ротового апарата кореневого кліща *Rhizoglyphus echinopus* Fum. te Rob. (Acariformes, Acaroidea). — Доповіді АН УРСР. Сер. Б., 1973, № 11, с. 1041—1044.
- А к и м о в И. А., Б а р а б а н о в а В. В. Морфологические и функциональные особенности пищеварительной системы тетраниховых клещей (Trombidiformes, Tetranychidae). — Энтомол. обозр., 1977, т. 56, вып. 4, с. 912—922.
- А к и м о в И. А. Значение строения ротовых органов в систематике клещей семейства *Acaridae* Leach., 1815. — В кн.: Морфология и диагностика клещей. Л., 1977, с. 46—56.
- Б а л а ш о в Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., 1967. 320 с.
- Б е к к е р Э. Г. Челюстной аппарат паутиного клещика *Tetranychus telarius* (L.) и его отравления в связи с вопросом о химической борьбе с клещиком. — Зоол. журн., 1935, т. 14, вып. 4, с. 637—654.
- К у д р я ш о в а Н. И. Современное состояние изученности клещей краснотелок (Acariformes, Trombiculidae) фауны СССР. — В кн.: Итоги науки и техники. Сер. Зоопаразитология. М., 1979, т. 5, с. 5—112.
- Л а г у т е н к о Ю. П. Функциональная анатомия ротового аппарата куриного клеща *Dermanyssus gallinae* Redi, 1674 (Gamasoidea, Dermanyssidae). — Энтомол. обозр., 1962, т. 41, № 4, с. 827—838.

- Лагутенко Ю. П. Особенности строения ротового аппарата некоторых гамазовых клещей (Parasitiformes, Gamasoidea) в связи с переходом к гематофагии. — Энтомол. обозр., 1967, т. 46, вып. 4, с. 784—792.
- Ланге А. Б. Строение ротовых органов и система клещеобразных Chelicerata. — В кн.: Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. М., Медгиз, 1962, с. 155—188.
- Abro A. Attachment and feeding devices of water-mite larvae (*Arrenurus* spp.) parasitic on damselflies (Odonata, Zygoptera). — Zool. Scr., 1979, vol. 8, N 3, p. 221—234.
- Awati P. R. The mechanism of suction in the potato capsid bug, *Lygus pabulinus* Linn. — Proc. Zool. Soc. London, 1914, vol. 2, p. 685—733.
- Blauvelt W. E. The internal morphology of the common red spider mite (*Tetranychus telarius* Linn.). — Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., Mem., 1945, Mem. 270, p. 1—46.
- Brown J. R. C. The feeding organs of the adult of the common «chigger». — J. Morph., 1952, vol. 91, N 1, p. 15—52.
- Gregson J. D. Morphology and functioning of the mouthparts of *Dermacentor andersoni* Stiles. — Acta Tropica, 1960, vol. 17, N 1, p. 47—79.
- Henking H. Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm. — Z. Wiss. Zool., 1882, Bd 37, S. 553—663.
- Hughes T. E. The functional morphology of the mouthparts of *Liponyssus bacoti*. — Ann. Trop. Med. Parasit., 1949, vol. 43, p. 349—360.
- Jones B. M. The penetration of the host tissue by the harvest mite, *Trombicula autumnalis* Shan. — Parasitology, 1950, vol. 40, N 3—4, p. 247—260.
- Mitchell R. D. Anatomy, life history and evolution of the mites parasitizing fresh water mussels. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 1955, N 89, p. 1—41.
- Mitchell R. D. The musculature of a trombiculid mite, *Blankaartia ascoscutellaris* (Walch.). — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1962a, vol. 55, N 1, p. 106—119.
- Mitchell R. P. The structure and evolution of water mite mouthparts. — J. Morph., 1962b, vol. 110, N 1, p. 41—59.
- Moss W. W. Studies on the morphology of the trombiculid mite *Allothrombium lerouxi* Moss (Acari). — Acarologia, 1962, T. 4, Fasc. 3, p. 313—345.
- Snodgrass R. E. The feeding organs of Arachida, including mites and ticks. — Smithsonian. Miscell. Coll., 1948, vol. 110, N 10, p. 1—93.
- Vercammen-Grandjean P. H. The chigger mites of the Far East (Acarina: Trombiculidae, Leeuwenhockiidae). — U. S. Army Med. Res. Dev. Com. Washington, 1968, p. 1—135.
- Wharton G. W. Observations on *Ascoschöngastia indica* (Hirst, 1915) (Acarina: Trombiculidae). — Ecol. Monog., 1946, vol. 16, N 3, p. 151—184.
- Wharton G. W., Fuller H. S. A manual of the chiggers. — Mem. Ent. Soc. Washington, 1952, N 4, p. 1—185.
- Wharton G. W. Observations on the feeding of prostigmatid larvae (Acarina, Trombidiformes) on arthropods. — J. Wash. Acad. Sci., 1954, vol. 44, N 8, p. 244—245.

MORPHOLOGICAL AND FUNCTIONAL PECULIARITIES OF THE MOUTH PARTS IN LARVAE OF THE CHIGGER MITE NEOTROMBICULA POMERANZEVI (TROMBICULIDAE)

A. B. Shatrov

SUMMARY

Gnathosoma of larvae of the chigger mite *N. pomeranzevi* is situated terminally on the trunk. The base of the gnathosoma is gnathocoxa represented by conglutinated coxae of pedipalps. Gnathocoxa narrows apically and passes into hypostome protruding up to the cheliceral blades. Lateral borders of the hypostome are bent dorsally thus forming a groove in which cheliceral blades are located. The cheliceral blades have a small groove in their internal surface. Larval chelicerae are free because their tactum is missing. Cheliceral apodemes which serve for the insertion of muscles, elevators of chelicerae, are joined to the base of inner walls of basal cheliceral joints. Lateral gnathosoma bears five-jointed palps which have strong three-apical claws on tibia. Palps do not take part in the attachment of larvae to the host. The dorsal wall of gnathosoma is formed by the epistoma and caudal subcheliceral plate which further is branched into two cheliceral apodemes. Subcheliceral plate and apodemes serve as an attachment place of muscles, dilators of the pharynx. The mouth opening is situated not far from the apical end of hypostome and goes into a large pharynx passing along the bottom of gnathosoma. On the whole, the mouth parts of larvae are adapted well for sucking liquid food.